

原著論文

群馬県産接合菌類 I. 群馬県立自然史博物館近隣森林域の接合菌相

出川洋介

筑波大学山岳科学センター菅平高原実験所: 〒386-2204 長野県上田市菅平高原1278-294  
(degawa@sugadaira.tsukuba.ac.jp)

**要旨:** 群馬県立自然史博物館近隣の針葉樹、広葉樹の混交林において、土壌およびリターサンプルを採集し、直接平板法および湿室釣菌法による粗培養を実施し、接合菌類相を調査した結果、形態的形質に基づき、2門、5亜門、5目、6科、10属の計25種(未同定種3種を含む)が同定された。

**キーワード:** 接合菌類, 菌類相, インベントリー, 土壌菌類, 分類学

Zygomycetes of Gunma Prefecture I. Zygomycetous flora of the forests around  
Gunma Museum of Natural History.

DEGAWA Yousuke

*Sugadaira Research Station, Mountain Science Center,  
University of Tsukuba: 1278-294 Sugadaira Kogen, Ueda, Nagano 386-2204*

**Abstract:** Zygomycetous fungi were surveyed, with the aid of direct inoculation plate method and moist chamber baiting method, for the soil and litter samples of the mixed forests of conifers and broad-leaved trees around the Gunma Museum of Natural History. As a result, 25 species (of 10 genera, 6 families, 5 orders, 5 subphyla in 2 phyla) were identified based on the morphological observations (including 3 unidentified taxa).

**Key Words:** inventory, mycobiont, soil fungi, taxonomy, Zygomycota

はじめに

接合菌類は、菌界(真菌類)の一群で、内生的な孢子嚢胞子により無性的に繁殖し、有性生殖構造として接合胞子を形成する菌類である。接合菌類は、水中で誕生した遊泳性の遊走子を形成するツボカビ類が、鞭毛を欠失して陸上に進出して間もなく適応放散したグループと推定され、菌類のダイナミックな進化を考える上で重要な鍵を握る分類群である(佐藤・出川, 2008)。従来の菌界内の分類体系において接合菌類は、接合菌綱(Class Zygomycetes)もしくは接合菌門(Phylum Zygomycota)というまとまった分類群とみなされてきたが、アメリカのNSFによる研究プロジェクトAFTOLにより、菌界全体の系統解析がなされた結果、接合菌類は側系統群であることが明らかにされ4亜門に解体された(White et al., 2006; 出川, 2008)。その後10年を経て、AFTOLの後継プロジェクトZyGoLifeによるファイロゲノミクス解析がなされた結果、これら4亜門は腐生もしくは植物と共生をするケカビ門

(Mucoromycota)と、腐生もしくは主として動物に寄生をするトリモチカビ門(Zoopagomycota)の2つの単系統群からなる門にまとめられた(Spatafora et al., 2016)。しかし現在でも慣例的に“接合菌類(Zygomycetes)”という語でこれらの菌群を総称することも多い。本稿ではこの慣例を踏襲し、ケカビ門とトリモチカビ門とを併せた菌類を“接合菌類”として調査対象にした。接合菌類のほとんどは肉眼的認識の困難なサイズの微小菌類(いわゆる“カビ”)の範疇に含まれ、植え込みのような人為的環境から原生林に至るまで陸上の様々な環境下の多様な生息地に分布している。醸造等の糖化に用いられるクモノスカビ属やケカビ属、不飽和脂肪酸の工業的生産に用いられるクサレケカビ属など一部の接合菌類は産業利用され、一方、人獣の日和見感染症や農作物の病害を引き起こす病原菌(動物に対するクモノスカビ属、ケカビ属、サクセネア属、バシジオボルス属など、植物に対するコウガイケカビ属、ジルベルテラ属など)も知られているが、概して人間社会との直接の接点は少ない。このために接合菌類の種多様性の研究は十

分にはなされていない。2008年の時点で、世界から約10目、27科、168属、1065種 (Kirk et al., 2008) が知られる比較的小さなグループであり、日本産種は2003年の時点で14目264種である (勝本・出川, 2003)。

群馬県下での菌類に関するまとまった初期の研究前例として1954年の尾瀬ヶ原総合学術調査団による片品村尾瀬ヶ原における調査事例がある。この調査では朝比奈により地衣類、佐々木により硬質菌類、小林によりミズゴケ湿原のキノコ類、小林、大久保により卵菌類およびツボカビ類が、そして微小菌類 (黴類) については小林、椿により調べられた (朝比奈, 1954; Sasaki, 1954; Kobayasi, 1954; 小林・大久保, 1954; Kobayasi and Tubaki, 1954)。微小菌類として報告された16種のうち、接合菌類としてケカビ目の *Spinellus macrocarps* (Corda) Karsten, *Mucor ambiguous* Vuillemin, *Mucor janssenii* Lendner の3種が記録されている (Kobayasi and Tubaki, 1954)。

印東 (1967) は、群馬県前橋市赤城山の覚満淵において久保田昭治氏により採集された湿原の水試料中に、接合菌類としては例外的に水中で生育する新奇なクサレケカビを発見した。これとほぼ同一の菌がニュージーランドからも発見され、後者がホロタイプとされて新属新種 *Aquamortierella elegans* (クサレケカビ亜門クサレケカビ目) として記載発表された (Embree and Indoh, 1967)。この種はその後、全く再発見例が無く、再度現地調査を実施して新鮮な材料を再発見することが切実に求められている。

近年では、群馬県多野郡上野村の神流川よりハネカ類の幼虫の腸管に寄生するトリモチカビ門キクセラ亜門の新規分類群が発見されているが (Suyama et al., 2014)、正式な記載分類学的な発表は現在、準備中の段階にある (陶山氏私信)。

菌類の中でも、大型の子実体を形成するキノコ類については、群馬県内では群馬県立自然史博物館による調査研究や群馬野生きのこ同好会などの精力的な活動によりフロラ調査が進められ、自然史博物館に状態の良好なフリーズドライ標本が多数収蔵されている (綿貫・須田, 2003; 金井ら, 2011 など)。また、国内でのインベントリ調査が比較的進展している地衣類 (山本, 2011)、あるいは従来、菌類として扱われてきた変形菌類 (真正粘菌) (山本ら, 2007) などでは、都道府県単位での分布情報が蓄積されており群馬県産の種類相も把握されているが、接合菌類を含む微小菌類に関しては、県単位での菌類相調査例はなく、チェックリストも存在しない。神奈川県では、分布北限域での生息と想定される報告例の稀な熱帯性の昆虫寄生菌や、良好な水質に生息する水生昆虫の腸管寄生菌など、一部の接合菌

類が準絶滅危惧種としてレッドデータブックに掲載されている (出川, 2006)。

日本国内の菌類相の調査展開に関して、かつて日本菌学会ではシンポジウム「菌類のインベントリ」が企画され、その問題点や方策についての詳しい議論がなされたが (佐久間, 1999)、理想的には博物館を介して専門家とアマチュアとが提携して菌類誌などの編纂に取り組める体制を確立することが望ましい (佐久間・出川, 2015)。キノコ類や変形菌類に比べて、微小菌類に関してはアマチュアが関心を持ち興味を深める機会も限られ、その多様性の解明は研究者により進められてきた。だが、腐生性の接合菌類には早成長・早孢子形成の種が多く、孢子形成構造が大型で、培養下でのハンドリングも難しくはなく、観察方法を紹介した良書 (三浦, 1981) もある。また、培養機器設備が無くとも土壤湿室釣菌法などによって接合菌類を観察することは十分可能であり (細矢ら, 2008)、教育材料としての活用価値もある。しかし他方、よく目にする普通種を分類同定しようとしても、入手が容易な書籍や論文は限られており、入門者のための基礎資料を整備していく必要がある。以上のように国内での接合菌類のインベントリ調査の進展は強く望まれており、群馬県産の接合菌類フロラの解明に向けた端緒として、まず県立自然史博物館周辺の森林土壌から調査に着手することとし、現在までに確認された分類群を第一報として報告する。

## 資料 (試料) および調査方法

2017年6月および11月に、群馬県立自然史博物館の敷地に隣接する山林 (“通称南の山” のヒノキ、スギ、コナラ、シラカシなどからなる針広混交林) において、現地での直接観察および、土壌、腐朽材、落葉落枝、動物糞等のサンプルの採集を実施した。持ち帰ったサンプル (20地点からの約50点) を以下の二つの方法で培養し接合菌類の発生を誘導した。コーンミール寒天培地 (CMA (ニッスイ) あるいは0.3%エビオス培地 (Eb3A: エビオス錠3g, 寒天15g/蒸留水1L) を用いて平板法 (直接接種法) による粗培養を実施した。また、直径9cm×高さ5cmのプラスチック製カップ中に土壌やリターを入れ、その表面に市販乾燥サクラエビ断片、オートミール断片をベイト (発生基質) として添加し、湿室内での釣菌法による培養も試みた。ここでいうベイト (bait) とは土壌や水サンプルから菌の発生を促すための“釣り餌”のことである。土や水の中に潜んでいる菌を“餌を用いて培養して釣り出す”菌の検出方法のことを釣菌法 (baiting method) と称する。孢子形成構

造が認められた場合には、電気分解により先を尖らせたエールジロイ針を用いて胞子を酵母可溶性デンプン培地 (YpSs: 酵母エクストラクト 4g, 可溶性デンプン 15g, リン酸 2 カリウム 1g, 硫酸マグネシウム・7水和物 0.5g, 寒天 20g / 蒸留水 1L,) (Emerson, 1958), Eb3A, 0.3% サクラエビ培地 (Sh3A: 市販乾燥サクラエビ 3g, 寒天 15g / 蒸留水 1L) (Degawa and Tokumasu, 1998) 上に単離して分離菌株を確立した。光学顕微鏡観察は Eclipse E600 (Nikon) に顕微鏡デジタルカメラ DS-L1 (Nikon) DP20 を、実体顕微鏡観察はオリンパス SZX16 (オリンパス) に顕微鏡デジタルカメラ DP21 (オリンパス) を装着して観察、撮影した。観察に際して一部の菌では、99% 乳酸で包埋したプレパラートを用いた。その他、分離培養方法の仔細については、原則として三浦 (1981) の常用法に従った。以上の方法により腐生性の接合菌類は検出可能だが、生物栄養性 (寄生性、共生性) の分類群については検出できない。本稿では前者のみを対象とし、後者の調査結果については次報に譲る。なお、本報では、個々の分離菌株の種同定は培養下での菌体の形態的特徴に基づいて実施したが、将来的には分子系統解析も行って隠蔽種などの詳細な検討も実施することが望ましい。また、分離菌株の平板培養を乾燥させた標本を群馬県立自然史博物館に収め、分離菌株は NBRC に寄託する予定である。

## 結果

計 15 点の土壌およびリターサンプルの培養により、ケカビ門およびトリモチカビ門の 2 門に属す計 5 亜門の 5 目 6 科から計 10 属 23 種および未同定種 2 点の接合菌類が認められた。各サンプルより確認された種のリストを表 1 に示す。原則として形態的特徴に基づき同定を行ったことから、分類体系は Dictionary of the fungi (Kirk et al., 2008) に基づいたが、この 10 年の間に、分子系統解析による高次分類体系の変遷は著しく、一部は、菌類の学名データベースサイト Index fungorum (<http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp>, および Mycobank (<http://www.mycobank.org/>) (2017 年 12 月アクセス) の見解も反映した。

### ケカビ門 (Mucoromycota)

ケカビ亜門、クサレケカビ亜門、グロムス亜門の 3 亜門を含み、うち、ケカビ亜門のアツギケカビ目の一部は外生菌根性、グロムス亜門はアーバスキュラー菌根性で、植物共生性だが、それ以外のほとんどの種は原則として腐生性であり、一部が菌寄生性もしくは弱い動植物寄生性である。

### ケカビ亜門 (Mucoromycotina)

本亜門の多くは、いわゆる糖依存菌 (Sugar fungi) であり、糖質を好み、早成長、早胞子形成をする腐生菌で、培養が容易であることから、接合菌類の典型とされて古くから研究が進み、接合菌類の一般的概念は本亜門の菌を基にして構築されてきた。天然でも、落果や落花、動物糞など、糖質を多く含む基質に直接、旺盛な胞子形成が認められることもある。従来、胞子嚢、胞子嚢柄、胞子嚢胞子および接合胞子の形状、生態的、生理的性状などから、10 前後の科に分類され、記載分類が比較的進展してきた群である (Kirk et al. 2008)。2013 年に、現存するエピタイプ菌株のほとんどを網羅する体系的な DNA バーコーディング調査が実施された結果、例えば Mucoraceae (ケカビ科) など従来のいくつかの科は単系統群をなさないこと、形態的特徴が必ずしも系統を反映しないケースがあることが指摘されたが (Walther et al., 2013)、未だ、分類学的措置は取られていない。

### ケカビ目 (Mucorales)

### ケカビ科 (Mucoraceae)

#### 1. *Mucor hiemalis* Wehmer (図 1A-C)

土壌やリターに生息している最も普通なケカビ属の一種である。形態的特徴および、交配試験の結果に基づいて種内に複数の品種が設けられて分類されてきたが、本種は胞子嚢が若いうち黄色、成熟に伴い褐色から暗褐色を帯び、柱軸はほぼ球形、胞子嚢胞子は楕円形でしばしば片側が扁平となる特徴を持つ (Schipper, 1973, 1978)。

#### 2. *Mucor cf. minutus* (Baijal & B.S. Mehrotra) Schipper

(図 1D-F)

ケカビ属のうち、胞子嚢の直径が 80 $\mu$ m を超え、丈の高い大型の胞子嚢柄が通常は非分枝性の *Mucor mucedo* グループの中で、胞子が球形で直径 4-5 $\mu$ m と他種に比べて小型である点で本種に該当する。本種に特徴的という単軸または仮軸分枝性の胞子嚢柄 (Schipper, 1975) が確認できなかったがここでは、暫定的に本種と同定した。

#### 3. *Mucor circinelloides* Tieghem. (図 1G-J)

丈の高い胞子嚢柄と、コロニーの低層部に、仮軸分枝を示し小枝がやや屈曲する丈の低い胞子嚢柄とが混在する。胞子嚢は若いうち黄色みを帯びるが成熟に伴い褐色から暗褐色となり、コロニー全体が黒っぽく見えるようになる。柱軸は球形から倒卵形、胞子嚢胞子は楕円形。コロニーの色合いや胞子嚢胞子の形状により幾つかの品種に分けられている (Schipper, 1976)。土壌やリター、動物糞などに比較的普通なケカビ類である。

#### 4. *Mucor oblongiellipticus* H. Nagan., Hirahara & Seshita ex

Pidopl. & Milko (図 1K-M)

若い胞子嚢柄の先端が強く屈曲して下を向く。胞子嚢胞子は円筒形で黄色みを帯びた粒状の内容物を含む。胞子サイズはケカビ科の中では最大級で、長径が40µmに達する。胞子嚢胞子を散逸後、襟 (collars) と称する柱軸の下部に残存する胞子嚢壁断片の外表面 (下面) に針状の結晶

が認められる。類似の *M. oblongisporus* は胞子のサイズが本種の半分以下であることで識別される。日本で発見された記載された種 (無効発表であったために、ウクライナの Pidoplitko らにより再発表された) だが報告例は多くない。近年の系統解析の結果、本種は、次の *Backusella* 属と類縁であることが判明した (Walther et al., 2013)。いずれも、

表 1. 群馬県立自然史博物館近隣森林域の接合菌類.

サンプル番号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
培養サンプル	ヒノキ林床	ヒノキ林床	ヒノキ林床	コナラ林床	腐朽木	コナラ林床	コナラ林床	スギ腐朽木	ヒミズ類坑道	シロアリ腐朽木	ツツジ植え込み
<b>Phylum Mucoromycota ケカビ門</b>											
Subphylum Mucoromycotina ケカビ亜門											
<b>Order Mucorales ケカビ目</b>											
<i>Absidia glauca</i>										+	
<i>Actinomucor elegans</i>											+
<i>Backusella circina</i>						+	+				+
<i>Cunninghamella elegans</i>		+		+						+	
<i>Mucor circinelloides</i>	+				+				+		
<i>Mucor hiemalis</i>							+	+		+	
<i>Mucor minutus</i>									+		+
<i>Mucor oblongiellipticus</i>		+									
Subphylum Mortierellomycotina クサレケカビ亜門											
<b>Order Mortierellales クサレケカビ目</b>											
<i>Mortierella bisporalis</i>			+						+		
<i>Mortierella chienii</i>			+						+		
<i>Mortierella elongata</i>			+		+	+	+	+			
<i>Mortierella gamsii</i>	+	+		+						+	+
<i>Mortierella jenkinsii</i>					+			+			
<i>Mortierella parvispora</i>					+						
<i>Mortierella pulchella</i>					+						
<i>Mortierella verticillata</i>	+										
<i>Mortierella zychae</i>							+			+	
<i>Mortierella</i> sp. *											
<b>Phylum Zoopagomycota トリモチカビ門</b>											
Subphylum Entomophthoromycotina ハエカビ亜門											
<b>Order Entomophthorales ハエカビ目</b>											
<i>Conidiobolus coronatus</i>											+
Subphylum Kickxellomycotina キクセラ亜門											
<b>Order Kickxellales キクセラ目</b>											
<i>Coemansia aciculifera</i>	+		+								+
<i>Coemansia spiralis</i>									+		
<i>Coemansia erecta</i>											+
Subphylum Zoopagomycotina トリモチカビ亜門											
<b>Order Zoopagales トリモチカビ目</b>											
<i>Piptocephalis</i> sp.									+		
<i>Syncephalis sphaerica</i>	+					+	+				+
<i>Syncephalis tenuis</i>								+			

\*野外採集によるクリのイガ上に発生した。

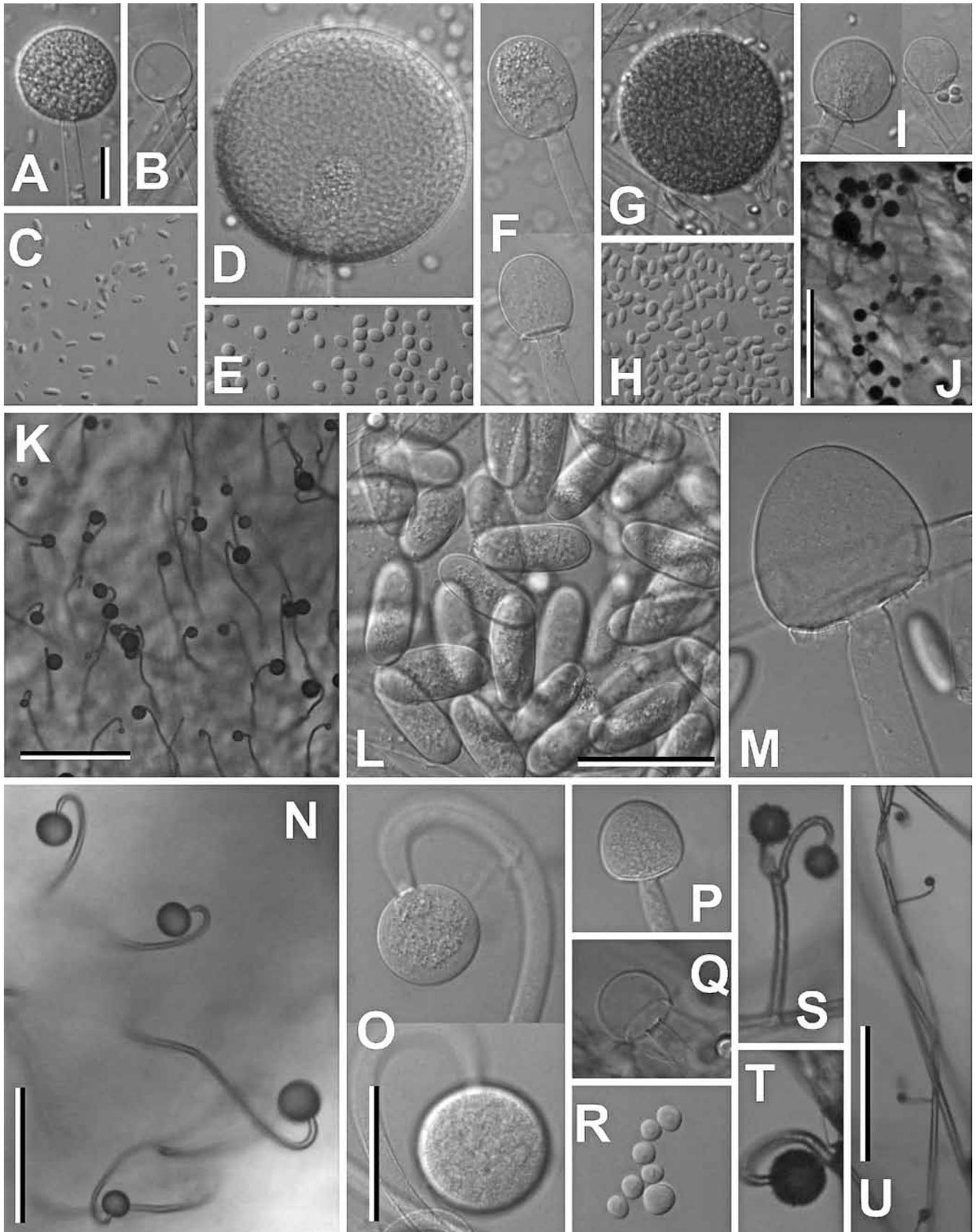


図 1. Mucorales(ケカビ目)(1). A-C: *Mucor hiemalis*. A 胞子嚢, B 柱軸, C 胞子嚢胞子. D-F: *Mucor minutus*. D 胞子嚢, E 胞子嚢胞子, F 柱軸. G-J: *Mucor circinelloides*. G 胞子嚢, H 胞子嚢胞子, I 柱軸, J 仮軸分枝を示す丈の低い胞子嚢柄. K-M: *Mucor oblongiellipticus*. K 先端が屈曲する若い胞子嚢柄, L 胞子嚢胞子, M 柱軸. 下部に針状構造が密生する. N-U: *Backusella circina*. N 先端が屈曲する若い胞子嚢柄, O 若い胞子嚢, P, Q 柱軸, R 胞子嚢胞子, S, T 単胞子性小胞子嚢, U 多胞子性胞子嚢を生じる胞子嚢柄の途上から小胞子嚢が乗じているところ. スケールは A-I 20 $\mu$ m, J 1mm, K 2mm, L-M 50 $\mu$ m, N 200 $\mu$ m, O-T 50 $\mu$ m, U 200 $\mu$ m. A-I, L-M, O-R は乳酸包埋.

胞子囊柄が若いうちに屈曲するという共通の形態的特徴を有す。このため、*Backusella oblongielliptica* (H. Naganishi, Hirahara & Seshita ex Pidoplichko & Milko) G. Walther & de Hoog として、本種を同属のメンバーとする新組み合わせも提唱されている (Walther et al. 2013)。

5. *Backusella circina* J.J. Ellis & Hesselt. (図 1N-U)

多孢子性の胞子囊を生じる胞子囊柄は若いうち強く屈曲する。この多孢子性の胞子囊とは別に、胞子囊柄の途中より湾曲する小枝を生じ、1個の胞子囊胞子のみを含み胞子囊壁に刺を被る単孢子性小胞子囊を形成する (ただし、小胞子囊の形成は生育初期には見られず、ある程度時間のたった状態を観察する必要がある)。このように多孢子性の胞子囊に加えて、非溶解性の胞子囊壁に包まれた単孢子性もしくは少孢子性の小胞子囊を形成する種は *Backusella* 属として *Mucor* (ケカビ) 属から形態的特徴により区別されてきた。また、このように小胞子囊を形成する菌は、ケカビ目の中で *Thamnidiaceae* (エダケカビ科) として識別されてきたが、近年の系統解析の結果、この科は多系統群であることが判明し解体されている。従来、*Backusella* 属もエダケカビ科に位置付けられてきたが、分子系統学的には少なくとも rDNA の LSU の D1/D2 領域の解析結果からは、本属の種は若い胞子囊柄が強く屈曲するケカビ属の複数種 (前述の、*Mucor oblongiellipticus* も含む計 7 種) と同一の系統群に属することが判明しており、これらの分子情報、形態的特徴の双方に基づき、このクレードを *Backusella* 属とすべきと提唱している (Walther et al., 2013)。本種は Tubaki (1973), Mikawa (1979b) ほかにより広く本邦の各地から報告されているが、暖温帯から亜熱帯の土壤やリターなどに多産する傾向がある。

6. *Actinomucor elegans* (Eidam) C.R. Benj. & Hesselt. シャジクケカビ (図 2A-E)

本種は、ストロンと仮根を形成して胞子囊柄を分化し、末端の主胞子囊の直下に放射に分枝した側枝を輪生に生じそれぞれの先端に副胞子囊を生じる。和名(車軸毛黴)は、この放射状分枝を車軸に見立てたものだろう。胞子囊や胞子囊奉仕の形状に主・副で差はなく、いずれも胞子囊壁にシュウ酸カルシウムの結晶を被り、乾生で成熟時、裂開して胞子を飛散する。培地表面あるいは湿室内の土壤表面において、しばしばストロンの先端が地表に着地した所に丈の低い胞子囊柄が密な分枝をして副胞子囊を生じ特徴的な塊状の外観をなす。現在までに接合胞子の形成は確認されていない。Benjamin & Hesseltine (1957) は 55 菌株を用いて交配実験をしたが誘導に失敗し、決して稀な種ではないにもかかわらず接合胞子誘導が困難な理由が不可解である

としており、誘導には特殊な条件が要求されるものと推定されるが未だに解明されていない。日本からは Indoh (1961) により初認されて以後、Matsushima (1975) が報告している。公園の植え込みなど攪乱の多い人為環境下に多産する傾向があるが生態的な詳細は不明である。中国や台湾で豆腐に本種もしくは *A. taiwanensis* を接種し塩漬けて製造される発酵食品が発酵食品の「腐乳」であり、日本でも輸入品が市販されていることがある。

クサレケカビ科 (*Cunninghamellaceae*)

7. *Cunninghamella elegans* Lendn. (図 2F-K)

本属は胞子柄末端のベシクルに単孢子性小胞子囊胞子を房状に生じ、成熟時、これが離脱して飛散する。土壤に普通な菌だが、乾燥した土壤に多い傾向がある。従来、胞子に長さ 3 $\mu$ m に達する顕著な刺を有す *C. echinulata* と、刺の発達が弱い *C. elegans* に分けられ、いずれも Mikawa (1979a) により本邦から報告されている。本調査では、形態的特徴に基づき *C. elegans* と同定したが、本属は Zheng and Chen (2001) により 12 種 3 変種に再分類されており、本邦産の種については今後、再検討が必要であろう。

8. *Absidia glauca* Hagem (図 2L-R)

本属は、栄養菌糸体よりストロンが分化し、それが着地した場所で仮根を形成、弓型に湾曲したストロンより胞子囊柄を生じ、先端にアポフィシスを伴う胞子囊を生じるという形態的特徴により特徴付けられる。従来、*Absidia* 属として扱われてきた菌群は近年、温度適性、分子系統解析などにより複数の属に分割されたが、本調査では、狭義の *Absidia* (ユミケカビ) 属に属す 1 種が確認された。本種は球形の胞子囊胞子を生じ、ヘテロタリックで、土壤やリターなどに普遍的な種である。

クサレケカビ亜門 (*Mortierellomycota*)

腐生性で、栄養菌糸もしくは匍匐菌糸 (ストロン) から生じた胞子囊柄上に胞子囊胞子を形成し、従来、ケカビ目の 1 科とみなされてきたが、柱軸を欠如すること、接合胞子が菌糸被膜を伴う、もしくは極端な異型配偶子囊接合を示すなど、ケカビ目の他科とは異質である特徴を有することが古くから指摘されており、独立目が提唱されたが (Cavalier-Smith, 1998)、系統解析の結果からもケカビ目とは顕著に異なる分類群であることが判明しケカビ亜門と区別して独立亜門が提唱されるに至った (Hoffmann et al., 2011)。1 目 1 科を含む。

クサレケカビ目 (*Mortierellales*)

クサレケカビ科 (*Mortierellaceae*)

*Mortierella* 属の他、単型属もしくは数種からなる小さい 5 属を含む。Gams (1969, 1977) は、胞子囊柄の分枝

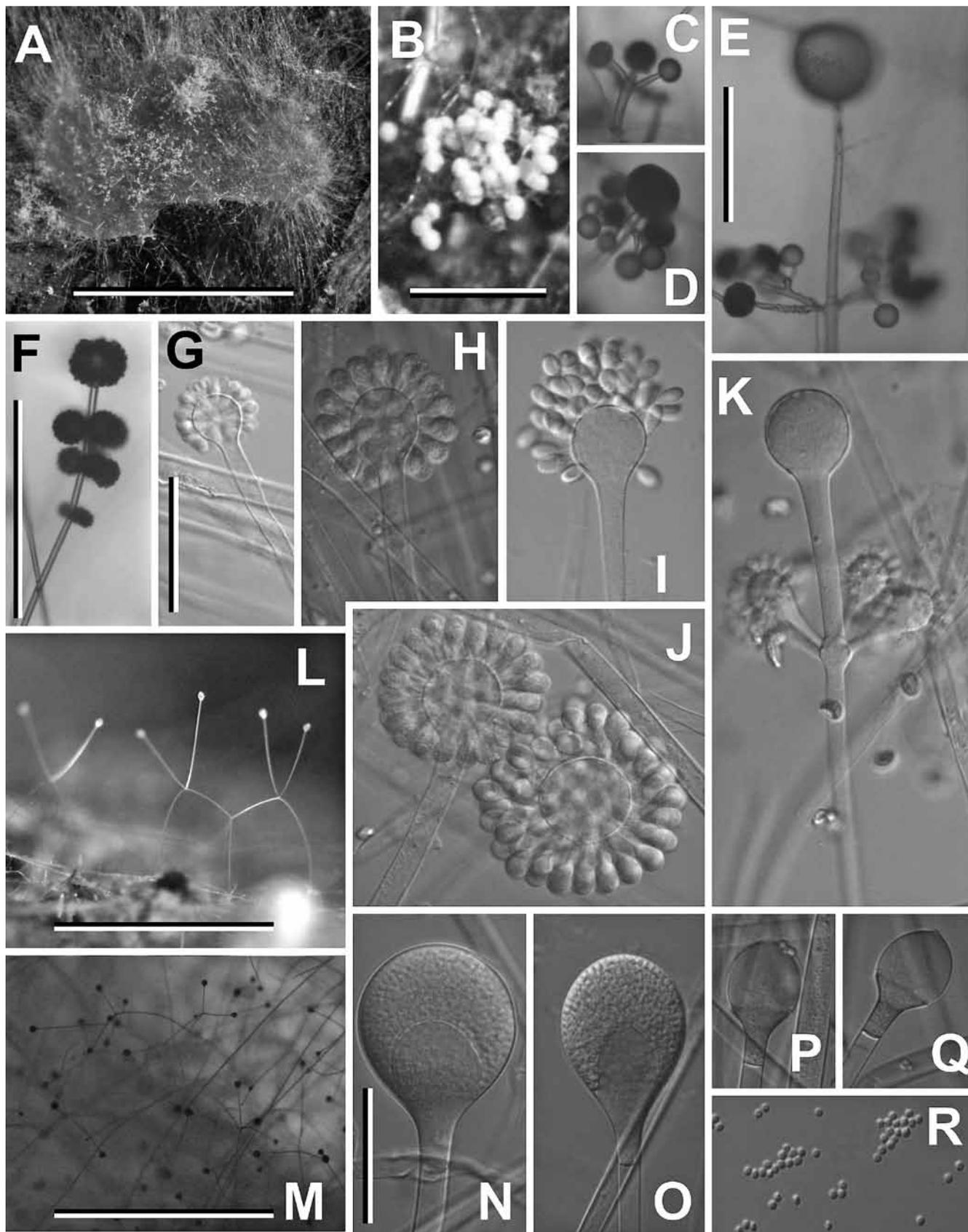


図 2. Mucorales(ケカビ目)(2). A-E: *Actinomucor elegans*. A ベイトのサクラエビ断片に発生したコロニー, B 湿室中の土壌表面に形成された短枝上の胞子囊塊, C-E 主軸より副胞子囊を輪生状に生じた胞子囊柄先端部. F-K: *Cunninghamella elegans*. F 胞子囊柄先端部, G 頂囊から形成途上の若い小胞子囊, H-J 頂囊から出芽により生じた単胞子性小胞子囊, K 胞子囊柄先端部, 主軸先端部は小胞子囊を脱落后、下部の輪生枝先端の頂囊からは小胞子囊ができてくる. L-R: *Absidia glauca*. L 天然基質上に生じた弓状のストロンとそこから2本ずつ生じた胞子囊柄, M 培養下 (YpSs 寒天培地) でのストロンと胞子囊柄, N 若い胞子囊, O アポフィシスを伴った成熟した胞子囊, P, Q アポフィシス, R 胞子囊胞子. スケールは A 1cm, B50 $\mu$ m, C-E50 $\mu$ m, F1mm, G-K50 $\mu$ m, L2mm, M4mm, N-R50 $\mu$ m. G-K, N-R は乳酸包埋.

様式、孢子囊の形状などにより *Mortierella* 属内に9節を設け、形態的形質に基づく分類体系を構築した。Wagner et al. (2013) は属内の網羅的分子系統解析を実施し、属内に大きく7つの系統群を認め、これらを暫定的にグループ1から7と称したが、分類学的措置は講じられていない。本報では形態的特徴に基づいて同定を行ったことから、Gams (1969, 1977) の節の体系を適用することにし、将来の属の再整理を待つことにしたい。

*Haplosporangium* 節 (Wagner のグループ6に所属)

9. *Mortierella bisporalis* (Thaxt.) Björl. (図 3A-C)

本種は栄養菌糸体から分化したストロンの上に丈の低い孢子囊柄を密生する。個々の孢子囊柄は、単軸分枝を示し、先端部が急に細くなり屈曲し、その先端に1個もしくは2個の孢子囊胞子を生じる。この孢子囊柄の形状が独特であるために、本種は独立属 *Haplosporangium* 属の新種として記載されたが、これらの特徴は属の概念を逸脱するものではなく *Mortierella* 属の新組み合わせが提唱され、属内の *Haplosporangium* 節に位置付けられた。単孢子性の種 *M. decipiens* は本種の異名とされている。従来、動物糞、特にネズミなどの小動物の糞より知られてきたが、本種は、齧歯類の坑道などの土壤に動物死骸をベイトとした釣菌法を適用することで容易に検出可能である。国内では三浦により動物糞から報告されている (宇田川ほか, 1978)。

*Hygrophila* 節 (主に Wagner のグループ7に対応するが他のグループに属す種も多い)

10. *Mortierella elongata* Linnem. (図 3-E)

孢子囊柄が柄の下方、基部で分枝 (basitonous branching) する *Hygrophila* 節に属し、孢子囊奉仕は円筒形で変異に富む。土壤やリターに極めて普通の種だが、形態的に類似する多くの種が記載されており、また、種内にも複数の隠ぺい種が含まれている可能性が高く、今後、多数菌株を分離して、分子系統解析および詳細な形態的特徴、交配実験による生殖隔離などにより分類学的に再整理をする必要がある。

11. *Mortierella zychae* Linnem.

孢子囊柄は *M. elongata* に類似するが、より長く大型になること、また、分離培養をすると培地中に細かい球状の菌糸膨潤部が鎖状に連なり塊状をなす特徴的な厚壁胞子を形成する。土壤やリターを平板培養をした粗培養下で、培養末期に長期に渡り孢子囊柄の形成が続行する。

*Spinosa* 節 (主に Wagner のグループ1および7に所属)

12. *Mortierella chienii* P.M. Kirk (図 3F)

孢子囊柄は柄の中部もしくは上部で分枝 (mesotonous or acrotonous branching) をする *Spinosa* 節に属す。特に本

種は車軸状に分枝を示し、孢子囊胞子が半月型を示すなどの顕著な特徴を持つ。本種は、Chien (1972) により *M. umbellata* として記載されたが、Kirk (2012) によりこの名称は異名となることが指摘され、原記載者の元台湾師範大学の簡秋源 (Chien, Chiu-Yuan) 氏の名を関した新名が提唱された。サクラエビなど節足動物遺体を用いた釣菌法により頻出し、0.3%サクラエビ培地上で容易に接合孢子誘導可能 (Degawa and Tokumasu, 1998) だが、培地上での孢子囊柄の形成誘導は概して難しい。近年では皇居より記録がある (出川ほか, 2014)。

13. *Mortierella jenkinii* (A.L. Sm.) Naumov (図 3G)

腐朽の進んだ倒木などに多く、腐朽木片を湿室に入れて高湿度に保つと、あるいはその表面に少量の糖質のベイトを添加した際などに、他の *Mortierella* (クサレケカビ) 属の種とともに旺盛に孢子形成に至る。寒天平板上に比べ、天然基質上に形成される孢子囊柄はより大型になる傾向があり、しばしば主軸の下部が強く膨潤して細長い円錐型をなす。

14. *Mortierella gamsii* Milko

孢子囊胞子は亜球形から不定形で変異に富む。森林土壤などに普通に産する。分枝部位が上方に限定されて、孢子囊胞子が円筒型をなすものは、*M. exigua* として区別される。

15. *Mortierella parvispora* Linnem.

孢子囊胞子は球形で微小。本属で初めてヘテロタリックに形成される菌糸被膜を伴わない接合胞子が報告された種だが、近年、無性生殖構造は本種に酷似しながら、ホモタリックに接合胞子を形成するものが *Mortierella sugadairana* として新種記載された (Takashima et al., 2018, in press)。土壤や腐朽木に多い。

16. *Mortierella pulchella* Linnem.

胞子は球形で微小。孢子囊柄主軸の頂端部から短い二又分枝を生じ孢子囊を形成する点で *M. parvispora* とは明瞭に識別される。ヘテロタリックな接合胞子形成が報告されている (Kuhlman, 1972)。分解段階末期の腐朽木などに多い。

17. *Mortierella* sp. (図 3H-I)

湿室保存中の古いクリの殻斗 (イガ) の上に発生した孢子囊柄より分離。孢子囊柄は栄養菌糸から分化したストロンの先端が着地した部位に仮根を伴って生じ、上方で二又状もしくは房状に分枝し、最大で6本の小枝を生じる。小枝先端部は柱軸を欠如して切型に終わる。孢子囊胞子は短円筒形。孢子形成は YpSs 上で良好。培地表面もしくは埋生的に小型で球形の膨潤部を連鎖する *M. zychae* の構造に

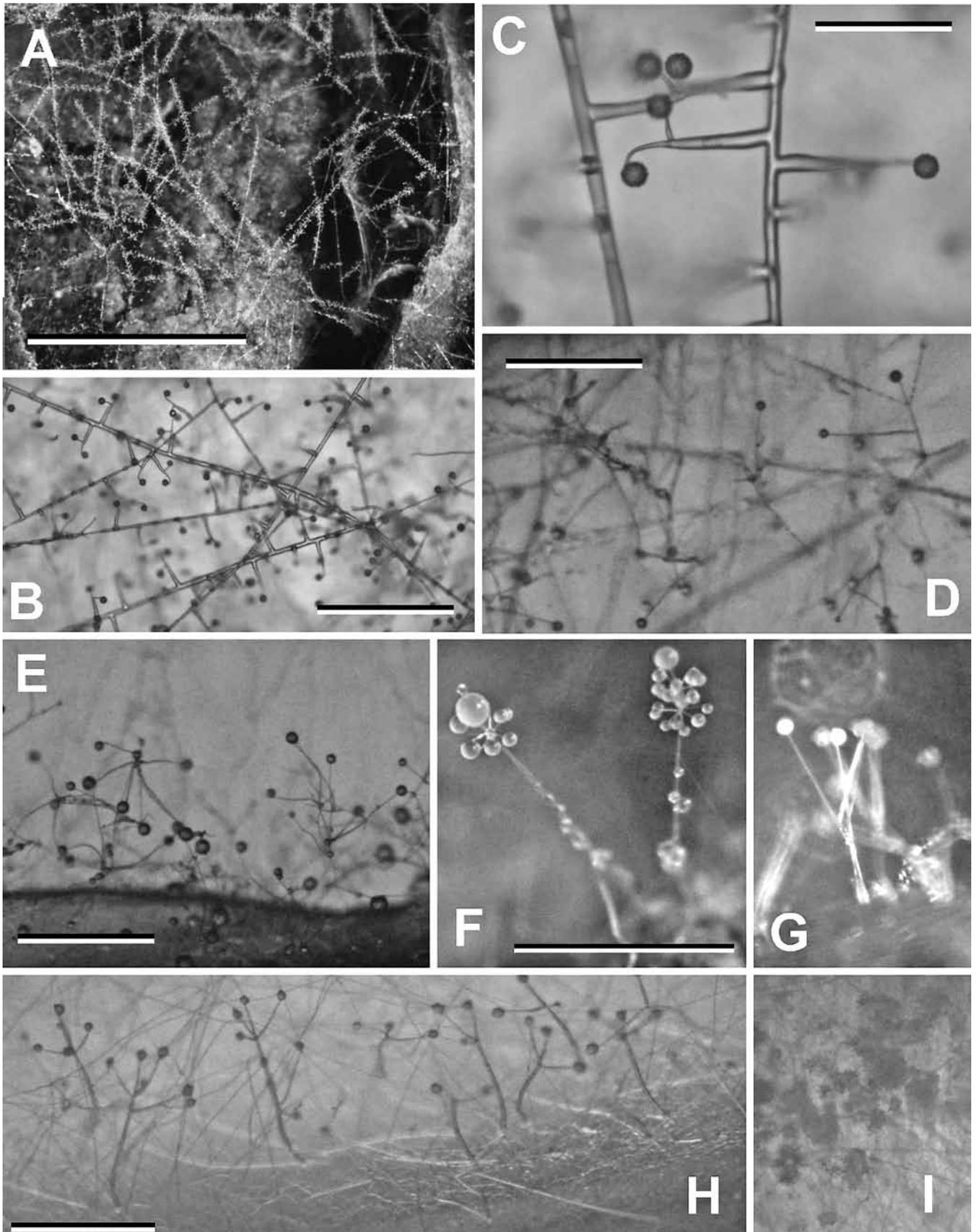


図 3. Mortierellales(クサレケカビ目). A-C: *Mortierella bisporalis*. A 湿室内の天然基質上での発生の様子, B ストロン上に密生する胞子囊柄, C 単胞子性小胞子囊胞子を生じている胞子囊柄. D: *Mortierella verticillata*. ストロン上に形成された胞子囊柄. E: *Mortierella elongata*. 寒天培地上に形成された胞子囊柄. F: *Mortierella umbellata*. 湿室内の天然基質上に形成された胞子囊柄. G: *Mortierella jenkinii*. 天然基質上に形成された胞子囊柄. H-I: *Mortierella* sp. H 寒天培地上でストロンの先端が着地したところから形成されている胞子囊柄, I 培地表面に形成された厚壁胞子囊の塊 (YpSs 培地上). スケールは A2mm, B200 $\mu$ m, C-E50 $\mu$ m, F-G1mm, H-I50 $\mu$ m.

似た連鎖状厚壁胞子塊を生じる。胞子囊柄の分枝様式は *M. pulchella* に類似するが、より小枝が長く、胞子囊胞子が円筒形である点で、また、*M. parvispora* とは小枝がより短く太く、二又から房状分枝を示すことで区別される。また胞子囊柄の分枝は、*M. chienii* にも類似するが、胞子囊胞子の形状およびサイズにより明瞭に識別される。以上の特徴から、本菌は未記載種と判断されるが、複数試料を得たうえで別途記載発表したい。

*Stylospora* 節 (主に Wagner のグループ 2 に対応)

#### 18. *Mortierella verticillata* Linnem. (図 3D)

胞子囊柄は気中生のストロン上もしくは栄養菌糸上に直立して生じ、非分枝もしくは、1, 2 回ほど、直角に分枝、胞子囊胞子は主に単孢子性で、表面にしわ状の表面紋を有す。リターなどより高頻度に分離される普通種だが、種内に変異が見られ、隠べい種含んでいる可能性があり、今後検討が要される。

#### トリモチカビ門 (Zoopagomycota)

Spatofora ら (2016) により、従来、並列に独立で相互の関係が不明であった 3 亜門 (トリモチカビ亜門、ハエカビ亜門、キクセラ亜門) の単系統性が実証され、一つの門としてまとめられた。一部の菌は腐生性だが、多くは動物や原生生物もしくは菌類の寄生菌である。

#### ハエカビ亜門 (Entomophrhomycota)

本亜門の殆どは動物寄生性、特に殺生 (necrotrophic) により栄養摂取し、その多くがハエなどの昆虫や、ダニ類など主に節足動物を攻撃するが、一部、線虫や、接合藻類、シダ類の前葉体などに生じる寄生菌も知られている。一部は土壌生あるいは両生類の糞生などで、腐生能を有し培養が容易だが、絶対寄生性で培養は著しく困難なものも多く、野外調査により得た資料に基づいて分類学的研究が進められてきた。生物防除などの目的で昆虫病理学の分野で研究が進展してきた種も多いが、多岐にわたる宿主特異的な種に関する研究例は本邦では少なく、残念ながらインベントリーの研究は遅れている。1 目 6 科を含む。

#### ハエカビ目 (Entomophthorales)

##### アンキリステス科 (Ancylistaceae)

本科には、腐生性もしくは昆虫等節足動物寄生性の *Conidiobolus* 属のほか、クマムシの寄生菌や、本目としては例外的に接合藻類に寄生する *Ancylistes* 属を含む。本亜門の菌は接合菌類としては例外的に、分生子を形成し、ほとんどの種が自ら分生子を強く射出する能力を持つ。

#### 19. *Conidiobolus coronatus* (Costantin) A. Batko (図 4A-R)

*Conidiobolus* 属のほとんどの種は強い腐生的生育能を有

しており、ハエカビ目としては例外的に通常培地上での培養が容易である。本調査では、ベイトとして添加したサクラエビ断片上に出現したが、天然でも損傷したり弱ったりした動物を攻撃したり、新鮮な死骸などに生じることが多いようである。培地上では、栄養菌糸が旺盛に伸長するが、やがて二次隔壁により分断され分節菌糸体となる。そこから伸長した分生子柄の先端に一次分生子を形成し、成熟すると射出する。飛び出した分生子は栄養の無い場所に落下すると、二次分生子を形成して再び射出する。二次分生子は一次分生子と同様な形状かあるいは、複数の短枝を生じて全く異なる半月型の分生子を複数形成することもある。これらの特徴は、属内の *Delacroixia* 亜属にみられる形質である。また、成熟に伴い、毛状の突起を有す休眠胞子を形成する。これらの特徴に基づき、青木 (2003) などを参照して本種と同定した。

#### キクセラ亜門 (Kickxellomycotina)

本亜門には原則として腐生性のキクセラ目のほか、節足動物の腸管に寄生するという特殊な生態から、従来、トリコミクス綱という接合菌門内の独立群としてまとめられていた 2 目 (アセラリア目、ハルペラ目) および、菌寄生性のディマルガリス目が含まれるが、今回はこれら 3 目については調査をしておらず、今後の検討が期待される。腸管寄生性の 2 目については宿主となる昆虫や甲殻類 (主に水生のハエ目、カワゲラ目、カゲロウ目や等脚目など) を採集して解剖しその後腸や中腸困食膜の検鏡により検出をする。菌寄生性の分類群は動物糞などに稀に発生する。

#### キクセラ目 (Kickxellales)

本目は接合菌類としては例外的に菌糸に一次隔壁を生じ、その隔壁にレンズ型の腔所を生じ、内部に栓を有するという特徴的な隔壁孔構造を示す。また、胞子柄の先端に、スポロクラディアという短柄を生じ、その上二核菌類の分生子形成構造の一型であるフィアライドに類似した、「偽フィアライド」と称する細胞を密生し、個々の偽フィアライドから単孢子性小胞子囊胞子を 1 個ずつ形成する。1 科のみを含み約 20 種が知られている。原則として腐生性だが、一部、コウヤクダケ類などの担子菌や、*Isaria* 属などの糸状菌に寄生するものも知られるがいずれも培養は容易である。

#### キクセラ科 (Kickxellaceae)

#### 20. *Coemansia aciculifera* Linder (図 5A-F)

本種は本邦に産する最も普通な *Coemansia* (ブラッシカビ) 属の一種である。胞子柄が仮軸分枝を示し、疎らにスポロクラディアを形成する。個々のスポロクラディアから、種小名 (*aciculifera* = 針状の) の通り被針形で長径 20 $\mu$ m

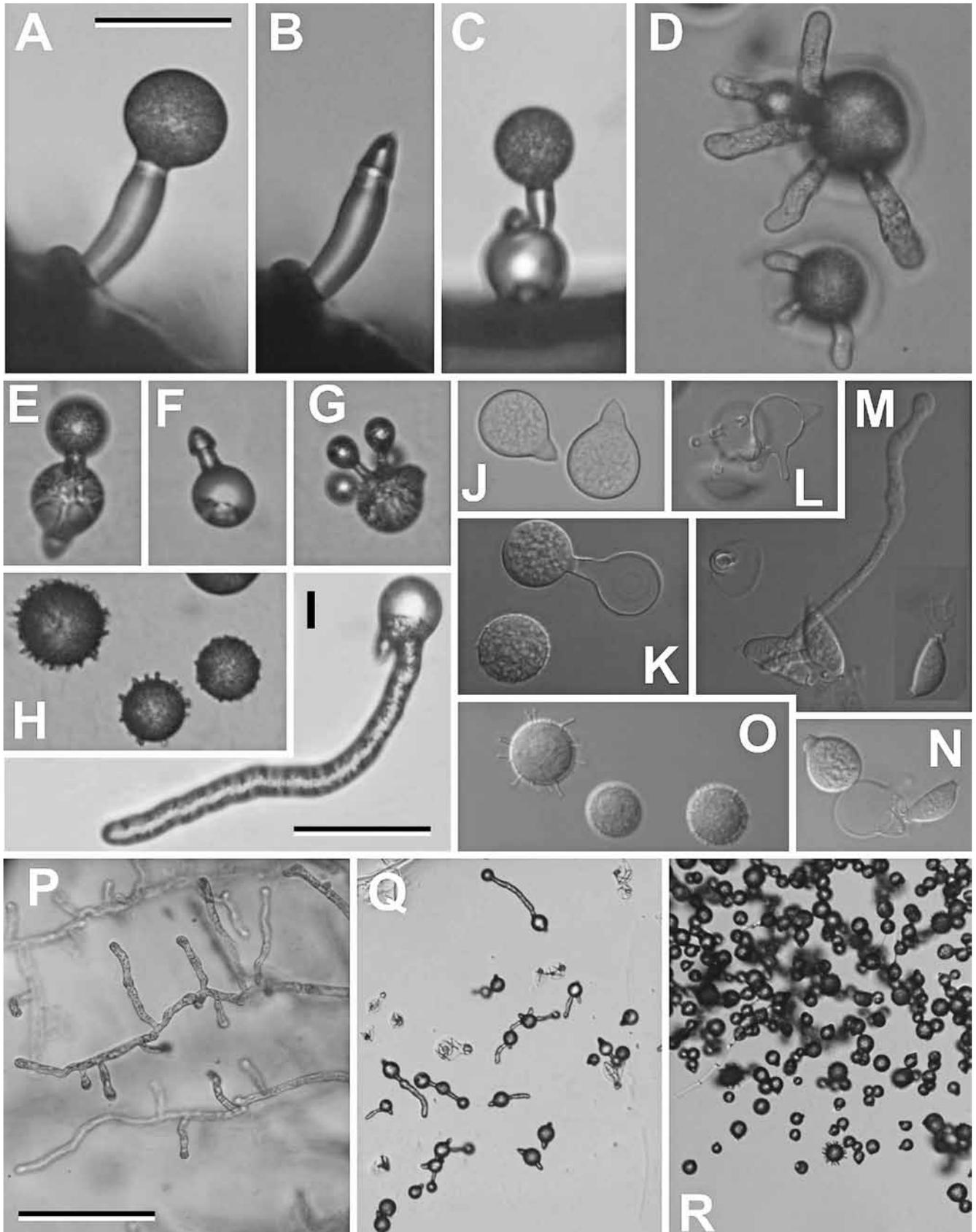


図4. Entomophthorales(ハエカビ目). A-R: *Conidiobolus coronatus*. A-B, 分生子柄先端に形成された一次分生子とそれが射出した後の分生子柄, C 一次分生子から伸長した分生子柄先端に形成された二次分生子, D 寒天培地上に落下した一次分生子の発芽 (Sh3A 培地上), E 一次分生子上の二次分生子形成, F 二次分生子を射出後の一次分生子上の分生子柄, G 複数の分生子柄を生じている一次分生子, H 毛状突起を伴う休眠胞子, I 一次分生子から伸長した菌糸, J 一次分生子, K 二次分生子の形成, L 複数の分生子柄を射出後の一次分生子, M, N 複数の分生子柄から形成された小型で半月形の二次分生子, O 毛状突起を伴う休眠胞子, P 栄養菌糸 (Sh3A 上), Q, R 寒天培地の蓋に射出され菌糸を伸ばした一次分生子. 一部糸状の分生子も混在している. スケールは A-N50 $\mu$ m, P-R200 $\mu$ m. A, J-N は乳酸包埋.

に達する大型の小孢子嚢胞子を形成し、この様子が菌ブラシのような形に見える。森林土壌に比較的普通で Linder (1943) による記載後、世界各地から知られるが、Indoh (1962), Kurihara and Tokumasu. (2000) により本邦からも報告されている。節足動物死骸をベイトとした釣菌法により頻出するが、平板法でもしばしば培養末期に出現し孢子嚢柄を形成する。Benjamin (1958) は、本種が雌雄同株性(ホモタリック)だとしているが、本調査で得られた3菌株中、サンプル No.3 より得られた1菌株のみが培養下で旺盛に接合胞子を形成した。本目においては未だヘテロリズムが確定しておらず、有性生殖の詳細については今後、さらに詳細に検討する必要がある。

#### 21. *Coemansia erecta* Bainier (図 5G-H)

本種の孢子嚢柄は直立して長く伸長し、先端部でしばしば2本もしくは3本に分枝する。先端の孢子形成部にスポロクラディアを密生するが、個々のスポロクラディアの柄が短いため、穂状の外観を呈する。本属の中では孢子サイズが特に小さい点で特徴的であり、小孢子嚢は長径約6-7 $\mu\text{m}$ 、短円筒形から紡錘形である。Kurihara and Tokumasu (2000) は *C. aciculifera* とともに本種を東京都千代田区の皇居吹上御苑より報告しており、本種は暖温帯の森林土壌から分離される傾向があると述べている。動物糞からの分離例が多い (Linder, 1943) が、節足動物死骸を用いた釣菌法でもしばしば出現する。

#### 22. *Coemansia spiralis* Eidam (図 5I-K)

種小名 (spiralis = 螺旋状の) が示す通り、孢子嚢柄の先端部が緩やかな螺旋をなしながら伸長し、スポロクラディアを側生して孢子を生じる。小孢子嚢は *C. aciculifera* 同様に披針形で長径20 $\mu\text{m}$ に達す。キクセラ目の孢子(小孢子嚢胞子)には乾性のものと湿性のものがあるが、本種および上述の2種はいずれも湿性孢子を生じる。湿室やシャーレ内など空中湿度が保たれている条件下では、成熟時、スポロクラディアの表面に水滴が生じ、その水滴中に孢子が浮遊するが、蓋を開いて観察をしていると短時間のうちに乾いて水滴は消滅する。おそらくこの水滴が動物の体表などに触れて乾くことにより孢子が付着し分散されと考えられる。Linder (1943) は本種を北米のウマの死骸から分離しているが、節足動物死骸の釣菌法でもよく検出され Kurihara and Tokumasu (2000) によれば本種は関東地方に普通に分布するという。

トリモチカビ亜門 (Zoopagomycotina)

1目を含み、名称 (Zoo=動物, pago=食べる) の意の通り、線虫や輪虫などの小動物やアメーバなどに寄生もしくは捕食する動物寄生性の分類群 (3科) と、他の菌類に寄

生する菌寄生性の分類群 (2科) の計5科を含む。動物寄生性の分類群の培養は困難だが、菌寄生性のものについては宿主との二員培養により分離が可能である。

トリモチカビ目 (Zoopagales)

エダカビ科 (Piptocephalidaceae)

#### 23. *Piptocephalis* sp. (図 6A-F)

孢子柄が二分枝を繰り返す、先端に円筒形の分節孢子嚢を放射状に形成する。成熟時、分節孢子嚢は分断して分節孢子嚢胞子となり柄先端部の液滴中に浮遊する。本属の全種が菌寄生性でケカビ目、クサレケカビ目あるいは稀に子囊菌に寄生する種もある。本菌はクサレケカビ属菌を宿主として二員培養の確立に成功した。分節孢子嚢や分節孢子嚢胞子のサイズや形状などは、Ho and Kirk (2009) により台湾の陽明山の土壌から発見され記載発表された *Piptocephalis formosana* の特徴に非常によく似ていた。ただし、本属の分類において重視される孢子柄先端部の頭細胞 (head cell) が光学顕微鏡観察では十分によく観察できず、原記載にあるホモタリックな接合孢子形成も確認できなかった。本報では *Piptocephalis* sp. として保留し、走査型電子顕微鏡観察による頭細胞の観察や *P. formosana* のエピタイプ菌株との比較をしたうえで改めて同定したい。

#### 24. *Syncephalis sphaerica* Tiegh. (図 6G-J)

孢子柄は仮根を伴い基物の表面に直立する。孢子柄末端のベシクル表面に放射状に分節孢子を生じ、個々の分節孢子が分断して、成熟時、液滴をなすようになる。この概観は、*Mortierella* (クサレケカビ) 属の孢子嚢柄と酷似するが、本属の孢子の液滴はしばしば、若干黄色あるいは淡褐色に着色することが多く見分けられる。また、孢子柄を生じるストロンは、*Syncephalis* (ハリサシカビ) 属のものはクサレケカビ属に比べて著しく細く、通常孢子形成時には殆ど検出不可能となってしまうがちである。菌寄生性で他のケカビ亜門の宿主の菌糸に付着器を生じ、そこから宿主菌糸の内部に菌糸を貫入させて寄生し生育する。土壌湿室釣菌法を適用した際、ベイトの周辺に数日以内に白色の菌糸塊が生じるようになる。これは、多くの場合、*Syncephalis* (ハリサシカビ) 属の菌糸が宿主に対して誘導した肥大成長部であり、この出現から1週間後ぐらい遅れて周辺に孢子柄の形成が見られるようになる。宿主との二員培養により培養保存することが可能。本種は *Syncephalis* (ハリサシカビ) 属の中では最も普通な種で、ベシクルが球形でその表面に分節孢子嚢が放射状に生じることが特徴である。

#### 25. *Syncephalis tenuis* Thaxt. (図 6K-M)

孢子が紡錘形で大型、長径は30 $\mu\text{m}$ に達し、表面に皺を有す。土壌サンプル1点より出現が見られた。本種は19

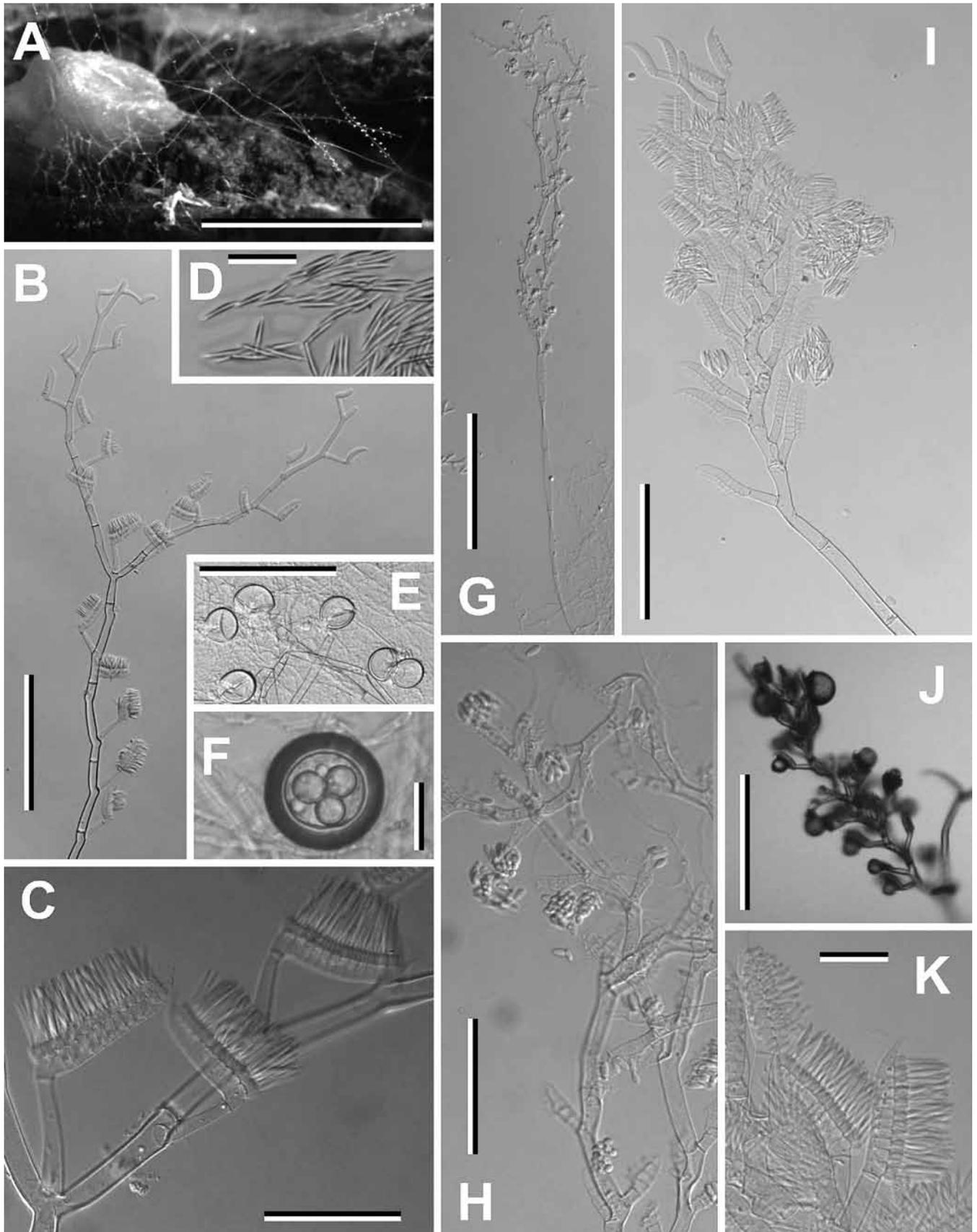


図 5. Kickxellales (キクセラ目). A-F: *Coemansia aciculifera*. A 湿室にベイト (発生基質) として添加したサクラエビ断片から孢子囊柄が発生する様子, B 孢子囊柄の全景, C スポロクラディアの拡大, 歯ブラシの毛のような部分が孢子, D 小孢子囊胞子, E, F 接合胞子. G-H: *Coemansia erecta*. G 孢子囊柄の全景, H 孢子形成部の拡大. I-J: *Coemansia spiralis*. I 孢子囊柄の全景, J 孢子形成部の長焦点レンズ観察像, スポロクラディア上に液滴が生じている, K スポロクラディアの拡大. スケールは A 0.5mm, B, E, G, J 200 $\mu$ m, C, H, 50 $\mu$ m, D, F, K 25 $\mu$ m, I 100 $\mu$ m. A は実体顕微鏡像, B, C, E, G, I, K は乳酸包埋.

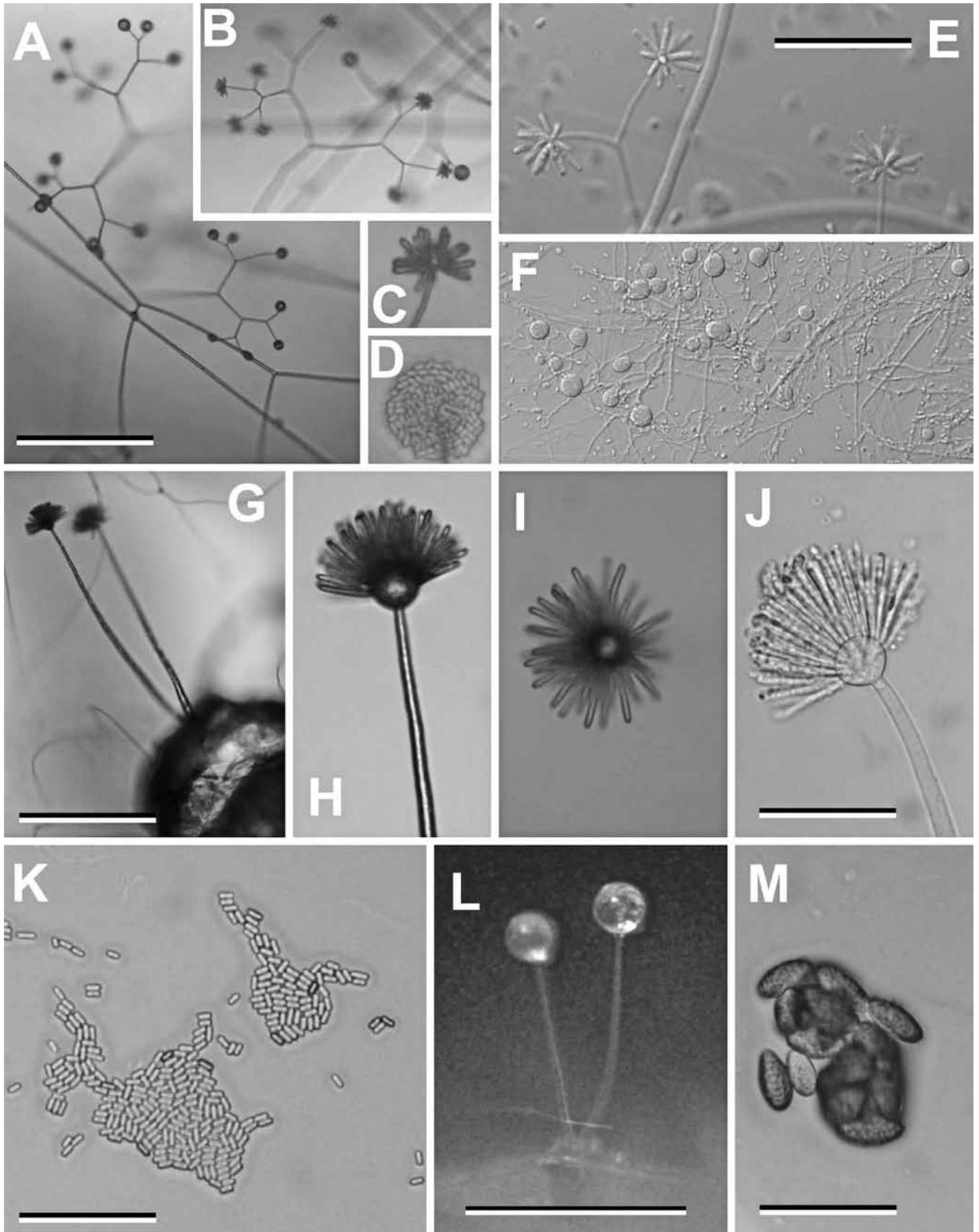


図6. トリモチカビ目 (Zoopagales). A-F: *Piptocephalis* sp. A 二分枝を示す胞子嚢柄の先端部, 胞子柄先端部に放射状に形成され液滴をなしている分節胞子嚢, B 同, 分節胞子嚢, C 分節胞子嚢の拡大, D 成熟して分節した分節胞子嚢胞子塊, E 若く未分節の分節胞子嚢, F 宿主菌糸に対する付着器, G-J: *Syncephalis sphaerica*. G 胞子嚢柄の全景, H 頂囊上に形成された分節胞子嚢, I 同, 上方よりの像, J 同プレパラート像, K 分節胞子嚢が成熟して分節した個々の胞子. L-M: *Syncephalis tenuis*. L 胞子嚢柄の全体像, 頭部は液滴をなしている. M 成熟して分節した個々の胞子. スケールは A-B200 $\mu$ m, C-E50 $\mu$ m, F-G200 $\mu$ m, H-K50 $\mu$ m, L0.5mm, M50 $\mu$ m. E, F, J は乳酸包埋.

世紀末に北米から記載された種で (Thaxter, 1897), 本邦からは Kuzuha (1973) により初認されたが, 広く, 全国に普通に分布する種と考えられ, *Mortierella* 属を宿主とすることが確認されている。

## 考察

本調査で確認された, 目科属種は, いずれも本州の平野部の森林や草原などの土壌における普通種であった。さらにこのうちの多くの種が汎世界的に分布するコスモポリタンな種だと考えられる。将来的に全国各地からのデータが蓄積すれば地域的な遺伝的分化等についても検討が可能となるだろうが, 現段階では, 接合菌類については国内での分布傾向も未だ十分に把握されていない。今回, 湿室鈎菌法と平板法を併用したが, 出現種はほぼ重複していた。サンプル固有に出現している分類群が幾つか認められ一方で, 10 サンプル程度を処理すると, これらのいわゆる普通種をカバーすることができると思われる。今回のサンプリングサイトは互いに隣接しており, 同一森林の中では, 同一種が複数回検出される傾向にあった。今回は, 検討を実施していないが, 今後, 同一地点から分離された同一種の複数株が確保できれば, 対峙培養により接合胞子の誘導も試みる事が可能となる。

一方で, 接合菌類の微小生息地は多岐に及ぶため, 今回の調査でカバーできていないサンプルや特定基質に嗜好性を示す分類群が非常に多いと想像される。特に, 通常の平板法や湿室法では検出されないものとして, ハルペラ目, アセラリア目などは宿主の動物を採集して解剖による直接検鏡が必要である。また, 動物寄生性のハエカビ亜門の菌, 大型菌類の子実体に発生するケカビ亜門のタケハリカビ属やフタマタケカビ属などは野外採集で検出せねばならない。また, 接合菌類には多くの動物糞生菌が知られている。これらは, タヌキ, ネズミ類, コウモリ類などの糞に多産するもので, 動物糞の集中的調査が必要となる。トリモチカビ亜門の微小動物寄生菌に関しては貧栄養培地を用いて, 長期にわたる培養観察が必要になる。また, コウガイケカビ科など, 亜熱帯性の種については猛暑期の野外調査などが必要であり, 季節を変えた周年調査の必要もある。

従来, 自然史的側面が注目されてこなかった接合菌類やツボカビ類などの下等菌類について, 諸氏に注意を喚起し, あるいは, 過去に県下で発見された希少種の再発見を目指し, 今後, 更に継続的に群馬県内の接合菌類相について調査を進めていきたく, 試料や情報提供, 調査に際してのご協力を賜りたくお願い申し上げます次第である。

## 謝辞

本調査の機会をお与えくださった群馬県立自然史博物館の岩井利信学芸係長, 姉崎智子学芸員, 伊藤智史主任に御礼申し上げる。また, 調査に際して協力下さった中島稔氏, 正木照久氏, 筑波大学大学院生命環境科学研究科の (故) 山田宗樹君, 升本宙君に感謝する。

## 引用文献

- 青木裏児 (2003): 改訂昆虫病原菌の検索. 全国農村教育協会, 東京. 323 p.
- 朝比奈泰彦 (1954): 尾瀬ヶ原並に附近の地衣相. 尾瀬ヶ原総合学術調査団 (編) 尾瀬ヶ原 尾瀬ヶ原総合学術調査団研究報告. 日本学術振興会, 東京, pp. 537-538.
- Benjamin, C. R., and Hesseltine, C. W. (1957): The genus *Actinomucor*. *Mycologia*, 49:240-249.
- Benjamin, R. K. (1958): Sexuality in the Kickxellaceae. *Aliso*, 4:149-169.
- Cavalier-Smith, T. (1998): A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews Cambridge*, 73:203-266.
- Chien, C.Y. (1972): *Mortierella umbellata*, a new species from Georgia. *Mycologia*, 64:99-102.
- Degawa, Y. and Tokumasu, S. (1998): Zygosporangium formation in *Mortierella umbellata*. *Mycological Research*, 102:593-598.
- 出川洋介 (2006): 菌類. 高桑正敏ほか (編) 神奈川県レッドデータ生物調査報告書, 神奈川県立生命の星・地球博物館, 小田原, pp.147-166.
- 出川洋介 (2008): 解体された接合菌類. 細矢 剛 (編), 菌類のふしぎ一形とはたらきの驚異の多様性. 国立科学博物館叢書. 国立科学博物館, 東京, pp.100-103.
- 出川洋介・陶山舞・瀬戸健介・中島淳志・森下奈津子・細矢剛・保坂健太郎 (2014): 皇居吹上御苑のケカビ類. 国立科学博物館専門報告, (49):147-169.
- Embree, R.W., and Indoh, H. (1967): *Aquamortierella*, a new genus in the Mucorales. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 94:464-467.
- Emerson, R. (1958): Mycological Organization. *Mycologia*, 50:589-621.
- Gams, W. (1969): Gliederungsprinzipien in der Gattung *Mortierella*. *Nova Hedwigia*, 18:30-43.
- Gams W. (1977): A key to the species of *Mortierella*. *Persoonia*, 9:381-391.
- Ho, H.-M. and Kirk, P. M. (2009): *Piptocephalis formosana*, a new species from Taiwan. *Botanical Studies*, 50:69-72.
- Hoffmann, K., Voigt, K., Kirk, P.M. (2011): *Mortierellomycotina* subphyl. nov., based on multi-gene genealogies. *Mycotaxon*, 115:353-363.
- 細矢剛・出川洋介・勝本謙 (2008): 野外で見つけるカビの暮らし発見ガイド. 147p. 全国農村教育協会, 東京.
- Indoh, H. (1962): Notes on Japanese Mucorales I. *Transactions of Mycological Society of Japan*, 3:24-28.
- 印東弘玄 (1967): 日本産水生ケカビ目一種について (予報). 日本菌学会報, 8:28.
- 金井英男・國友幸夫・松本哲夫 (2011): (7) 大型菌類 In: I 長野原・東吾妻町地域の生物調査. 群馬県立自然史博物館 自然史調査報告書, (5):71-97.
- 勝本謙・出川洋介 (2003): 接合菌門 In: 日本分類学会連合 (編) 第1回日本産生物種数調査 <http://ujssb.org/biospnum/search.php>. (参照2017年12月)
- Kirk, P.M., Cannon, P.F., Minter, D.W., and Stalpers, J.A. (2008): *Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi* (10th edition). CABI Europe, Wallingford, UK, p.771.

- Kirk, P. M., (2012): Nomenclatural novelties. *Index Fungorum*, 2:1.
- 小林義雄・大久保真理子 (1954): 尾瀬ヶ原産水生菌類の研究3. 尾瀬ヶ原総合学術調査団(編)尾瀬ヶ原 尾瀬ヶ原総合学術調査団研究報告. 日本学術振興会, 東京, pp. 61-575.
- Kobayasi, Y. (1954): Sphagnicolous Fungi found in the Ozegahara Moor. In Scientific researches of the Ozegahara Moor, editor (eds.) Scientific researches of the Ozegahara Moor. Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo, pp.553-560.
- Kobayasi, Y. and Tubaki, K. (1954): Moulds found in the Ozegahara Moor and its neighboring region. In Scientific researches of the Ozegahara Moor, editor (eds.) Scientific researches of the Ozegahara Moor. Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo, pp.576-584.
- Kuhlman, E.G. (1972): Variation in zygospore formation among species of *Mortierella*. *Mycologia*, 64:325-341.
- Kurihara, Y. and Tokumasu, S. (2000): Two species of the genus *Coemansia* (Zygomycetes, Kickxellales) isolated from soils at the Fukiage Garden of the Imperial Palace, Tokyo. *Mem. Natn. Sci. Mus., Tokyo*, (34):205-209.
- Kuzuha, S. (1973): Notes on Japanese *Syncephalis*. *Transactions of Mycological Society of Japan*, 14:237-245.
- Linder, D. H. (1943): The genera *Kickxella*, *Martensella* and *Coemansia*. *Farlowia*, 1:49-77.
- Matsushima, T. (1975): Icones Microfungorum a Matsushima lectorum. 209p. (Electronic Version, Published by the author, December 2006, Kobe)
- Mikawa T. (1979a): A taxonomic study on Japanese sporangiferous Mucorales (2). *Journal of Japanese Botany*, 54:5-14.
- Mikawa T. (1979b): A taxonomic study on Japanese sporangiferous Mucorales (3). *Journal of Japanese Botany*, 54:78-85.
- 三浦宏一郎 (1981): 目で見る菌類の採集と観察, 講談社, 東京, 130 p.
- Sasaki T. 1954. Wood-rotting fungous flora in Ozegahara Moor and its adjacent districts. In Scientific researches of the Ozegahara Moor, editor (eds.) Scientific researches of the Ozegahara Moor. Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo, pp.539-552.
- 佐久間大輔 (1999): シンポジウム「菌類のインベントリー」: 日本の菌類インベントリーに向けて. 日本菌学会報, 40(1):42-43.
- 佐久間大輔・出川洋介 (2015): 日本の菌類インベントリー研究を充実させるためにー菌類誌・図鑑・地域研究と博物館ー. 日本菌学会西日本支部会報, 23:15-26.
- 佐藤大樹・出川洋介 (2008): 接合菌類. 細矢 剛(編), 菌類のふしぎ一形とはたらきの驚異の多様性. 国立科学博物館叢書. 国立科学博物館, 東京, pp.30-36.
- Schipper, M.A.A. (1973): A study on variability in *Mucor hiemalis* and related species. *Studies in Mycology*, 4:1-40.
- Schipper, M.A.A. (1975): *Mucor mucedo*, *Mucor flavus* and related species. *Studies in Mycology*, 10:1-33.
- Schipper, M.A.A. (1976): On *Mucor circinelloides*, *Mucor racemosus* and related species. *Studies in Mycology*, 12:1-40.
- Schipper, M.A.A. (1978): On certain species of *Mucor* with a key to all accepted species. *Studies in Mycology*, 17:1-52.
- Spatafora, J.W., Chang, Y., Benny, G.L., Lazarus, K., Smith, M.E., Berbee, M.L., Bonito, G., Corradi, N., Grigoriev, I., Gryganskyi, A., James, T.Y., O'Donnell, K., Roberson, R.W., Taylor, T.N., Uehling, J., Vilgalys, R., White, M.M., Stajich, J.E. (2016): A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*, 108(5):1028-1046.
- Suyama, M., Seto, K., Mashimo, Y., and Degawa, Y. (2014): A new genus of the Legeriomycetaceae obtained from larvae of the nymphomyiid fly. Summary book of the 10th International Mycological Congress, Bangkok. 3-8 Aug. 2014.
- Takashima, Y., Degawa, Y., Ohta, H., and Narisawa, K. (2018): *Mortierella sugadairana*, a new homothallic species related to the firstly described heterothallic species in the genus. *Mycoscience* in press (accepted in Oct 30, 2017).
- Thaxter, R. (1897) New or peculiar Zygomycetes. 2. *Syncephalastrum* and *Syncephalis*. *Bot. Gaz. (Crawfordsville)*, 24:1-15.
- Tubaki, K. (1973): Descriptive Catalogue of I.F.O. Culture Collection. Fungus Collection III. *IFO Research Communications*, 6:83-94.
- 宇田川俊一・椿啓介・堀江義一・箕浦久兵衛・渡辺昌平・横山竜夫・山崎幹夫・三浦宏一郎 (1978): 菌類図鑑(上). 講談社, 東京, 792p.
- Walther, G., Pawłowska, J., Alastruey-Izquierdo, A., Wrzosek, M., Rodriguez-Tudela, J.L., Dolatabadi, S., Chakrabarti, A., and Hoog, G.S.de. (2013): DNA barcoding in Mucorales: an inventory of biodiversity. *Persoonia*, 30:11-47.
- Wagner, L., Stielow, B., Hoffmann, K., Petkovits, T., Papp, T., Va'gvo' lgyi, C., de Hoog, G.S., Verkley, G., Voigt, K., (2013): A comprehensive molecular phylogeny of the Mortierellales (Mortierellomycotina) based on nuclear ribosomal DNA. *Persoonia*, 30:77-93.
- 綿貫攻・須田隆 (2003): 群馬県吾妻郡六合村に発生したイモタケ *Terfezia gigantea* Imai (チャワンタケ目イモタケ科) について. 群馬県立自然史博物館研究報告, (7):105-108.
- White, M.M., James, T.Y., O'Donnell, K., Cafaro, M.J., Tanabe, Y., Sugiyama, J., (2006): Phylogeny of the Zygomycota based on nuclear ribosomal sequence data. *Mycologia*, 98: 872-884.
- 山本好之 (2012): 都道府県別地衣類チェックリスト(7). 関東地方(千葉県・栃木県を除く). *Lichenology*, 10:209-283.
- 山本幸憲・村上昌宏・小林美紀・小林美山 (2007): 若干の群馬県産好雪性変形菌. 変形菌, 25:64-68.
- Zheng, R.Y., and Chen. G.Q. (2001): A monograph of *Cunninghamella*. *Mycotaxon*, 80:1-75.